

Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen der Nasenhöhle und des Riechepithels einiger Fledermausarten¹

VON ANTON KOLB

Eingang des Ms. 2. 3. 1971

Einleitung

Das gut entwickelte Geruchsvermögen einheimischer Fledermäuse, das bei der Nahrungssuche, bei der Nahrungsauswahl und beim Erkennen der Jungen deutlich wird, die interessanten Untersuchungen über die Riechepithelien bei verschiedenen Säugern sowie einige bei einer früheren Arbeit (KOLB und PISKER, 1964) aus technischen Gründen nicht lösbare Probleme waren der Anlaß, auch bei weiteren Fledermausarten die anatomischen Verhältnisse der Nasenregion und das Riechepithel zu untersuchen. Nach jahrelangen vergeblichen Bemühungen ist es endlich gelungen, auch elektronenmikroskopische Bilder der Riechschleimhaut zu erhalten, mit deren Hilfe die schon lange beabsichtigte Klärung der cytologischen Struktur ermöglicht wurde.

Material und Methode

Mit dem Lichtmikroskop wurden vier Arten untersucht: *Rhinolophus ferrum equinum* (Schreb.), *Rhinolophus hipposideros* (Bechst.), *Pipistrellus pipistrellus* (Schreb.) und *Barbastella barbastellus* (Schreb.); mit dem Elektronenmikroskop *Myotis myotis* (Borkh.).

Nach der Tötung eines Tieres wurde der Unterkiefer wegpräpariert, physiologische Kochsalzlösung durch die Nasenhöhle gesaugt und das Objekt anschließend in ein Gefäß mit zwei-prozentiger Trypanblaulösung gelegt, die 0,5% Kochsalzlösung enthält, und so supravital gefärbt. Mit einer Wasserstrahlpumpe wurde ein Unterdruck im Gefäß erzeugt. Nach einer Färbezeit von etwa 30 Minuten wurde das Objekt mit Susa fixiert, entkalkt, anschließend die Alkoholreihe hochgeführt, in Paraffin eingebettet und Serienschritte von der Dicke 6—10 μ angefertigt.

Zur Herstellung elektronenmikroskopischer Präparate wurde der *olfaktorische Bereich* der Nase eines frischgetöteten Tieres freigelegt, in Glutaraldehyd überführt und unter dem Binokular ein Stück der Schleimhaut an der Nasenscheidewand und ein Stück einer Nasenmuschel herauspräpariert. Die Nachfixierung erfolgte mit Osmiumsäure. Eingebettet wurden die Objekte in Durcupan ACM. Die Ultradünnschnitte wurden mit Uranylacetat und Bleicitrat nach REYNOLDS kontrastiert. Die Aufnahmen erfolgten mit einem Siemens ELMISKOP bei 60 KV.

Anatomie der Nasenhöhle²

Die Nasenhöhle nimmt nach GROSSER (1902) bei den Gymnorhinen etwa die Hälfte der Schädelhöhe ein. Bei den Phyllorhinen ist der vordere und hintere Nasenraum stark reduziert, während der obere der geräumigste ist. An Nasenmuscheln treten nur Hauptmuscheln auf, Nebenmuscheln fehlen vollkommen. Zwei Frontalschnitte sollen die Verhältnisse illustrieren.

¹ Mit freundlicher Unterstützung der Fa. Prof. Dr. PFLEGER, Bamberg.

² Für die Anfertigung von Zeichnungen und Fotografien habe ich meinem technischen Angestellten, Herrn R. HANKE, zu danken.

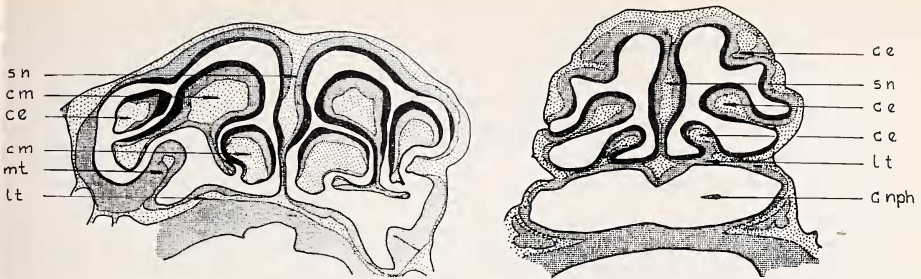


Abb. 1 (links). Frontalschnitt durch die Nasenhöhle von *Myotis myotis*. sn = Septum nasi, cm = Conchae mediales, ce = Conchae ethmoidales lateralis, mt = Maxilloturbinae, lt = Lamina terminalis (Vergr. ca. 7× — Abb. 2 (rechts). Frontalschnitt durch die Nasenhöhle von *Rhinolophus ferr. equ.* ce = Conchae ethmoidales lateralis, sn = Septum nasi, lt = Lamina terminalis, cnph = Cavum nasopharyngeum (Vergr. ca. 7×)

Auch im Bau der Nasen-Muscheln treten deutliche Unterschiede auf. Während bei den Gymnorhinen (Vertreter, *Myotis myotis* Abb. 1) die Nasenhöhle von zarten, gewundenen Muscheln weitgehendst ausgefüllt ist, sind bei den Rhinolophiden (Vertreter, *Rhinolophus ferrum equinum*, Abb. 2) nur drei Muscheln stärker entwickelt. Doch selbst diese sind verhältnismäßig kurz und plump, weisen verdickte Enden auf und füllen die Nasenhöhlen nur zum Teil aus. Ähnliche anatomische Verhältnisse, nämlich dicke, plumpe Muscheln treffen wir auch bei *Plecotus auritus* an, weniger auffällig bei *Barbastella barbastellus*.

Bau der Schleimhaut und des Epithels

Die Nasenschleimhaut weist in der Lamina propria neben Bindegewebe, Nervenfasern und Gefäßen auch zahlreiche BOWMAN'sche Drüsen auf. Diese sind bei den untersuchten Arten stark ausgebildet und erstrecken sich mitunter weit in das Epithel hinein. Ihre zahlreichen Ausführgänge, die mitunter nur einen Abstand von 10 μ haben, führen durch das Epithel (Abb. 3) und münden auf dessen Oberfläche. Der Durchmesser (2 bis 3 μ) der fast geradlinig verlaufenden Ausführgänge ändert sich kaum. Lediglich an der Mündung, wo sich die Schlußleiste schwach trichterförmig einsenkt, erfahren die Ausführgänge eine geringfügige Verjüngung.

Das Riechepithel bildet den Abschluß der Schleimhaut. Seine Dicke schwankt zwischen 25 bis 80 μ . Neben Stütz- und Basalzellen enthält das Epithel auch Riechzellen. Diese sind jedoch nicht gleichmäßig im Epithel verteilt. Vielmehr zeigt sich eine starke Ansammlung derselben an den Stellen, die von der durchströmenden Luft stärker bespült werden, was insbesondere für Engstellen zwischen den Muscheln und dem Septum nasi, sowie für verschiedene Stellen zwischen den einzelnen Muscheln zutrifft. Entsprechend der wechselnden Konzentration der Riechzellen schwankt auch die Dicke des Epithels.

Bei der speziellen Betrachtung der einzelnen Arten können die beiden Vertreter der Phyl-

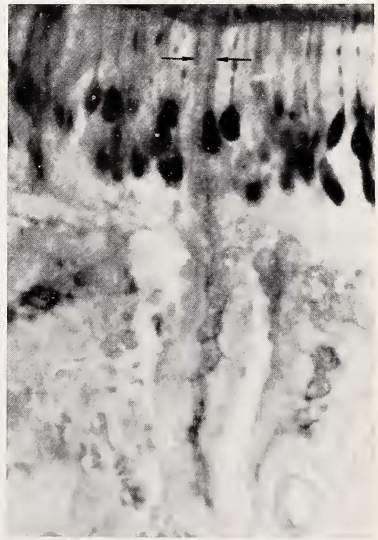


Abb. 3. BOWMAN'sche Drüsen mit Ausführgang von *Nyctalus noctula*) Vergröß. ca. 525×)

lorhinen, *Rhinolophus ferrum equinum* und *Rhinolophus hipposideros*, zusammengefaßt werden, da sie weitgehendst übereinstimmen. Bei ihnen (Abb. 2) finden sich stärkere Ansammlungen von Riechzellen zu beiden Seiten am Septum nasi, insbesondere im mittleren und oberen Bereich desselben, am Dach der Nasenhöhle sowie am lateralen und distalen Bereich der Ethmoidalia und der Maxilloturbinalia. Sie fehlen oder sind nur sporadisch vorhanden im basalen und basolateralen Bereich der Nasenhöhle sowie an den distalen Enden der Fortsätze der Maxilloturbinalia im Pharyngialraum.

Die beiden Vertreter der Gymnorhinen, *Pipistrellus pipistrellus* und *Barbastella barbastellus*, können ebenfalls zusammen betrachtet werden. Auch bei ihnen zeigt sich eine starke Anhäufung von Riechzellen (Abb. 1) am Septum nasi, insbesondere in dessen mittlerem und oberem Bereich und am Dach der Nasenhöhle, besonders in den Abschnitten, wo das schwach entwickelte Nasoturbinale wenigstens noch als Wulst in Erscheinung tritt. Starke Ansammlungen treffen wir vor allem an den dorsal gerichteten Partien der drei Ethmoidalia an. Auch das Maxilloturbinale weist, wie der laterale Bereich der Nasenhöhle, an verschiedenen Abschnitten derartige Ansammlungen von Riechzellen auf. An der Basis der Nasenhöhle, an verschiedenen Stellen der seitlichen Wandung und zumeist an allen zum Boden der Nasenhöhle gerichteten Muschelabschnitten sind Riechzellen nur sporadisch vorhanden oder fehlen vollkommen.

Größe und Zahl der Riechzellen

Der Durchmesser der Riechzellen beträgt bei den meisten Arten (Abb. 4) etwas über 4μ , nur bei *Plecotus auritus* liegt dieser bei etwa 6μ . Die Länge der Riechzellen schwankt erheblich und bewegt sich zwischen 6 und 12μ .

Setzt man den Durchmesser der Riechzellen (Abb. 5) mit der Zahl der Riechzellen pro Flächeneinheit in Beziehung, so zeigt sich, daß die Mopsfledermaus (*Barbastella*

Fledermausart	Riechzellen ϕ in μ	Riechzellenzahl pro 1000 μ^2	Riechepithelflä- che in mm^2	Gesamtriechzel- lenzahl in Mill.
Kleine Huftisen - nase <i>Rhinolophus hipposideros</i>	4,4	19,8	27,319	0,541
Große Huftisen - nase <i>Rhinolophus ferrum equin.</i>	4,54	27,4	71,66	1,963
Mopsfledermaus <i>Barbastella barbastellus</i>	4,28	11,4		
Langohrflederm. <i>Plecotus auritus</i>	6,28	30,9	35,07	1,083
Mausohr <i>Myotis myotis</i>	3,9	31,6	188,29	5,949
Abendsegler <i>Nyctalus noctula</i>	4,05	30,4	176,33	5,37

Abb. 4. Meßwerte von Riechzellen und Riechflächen

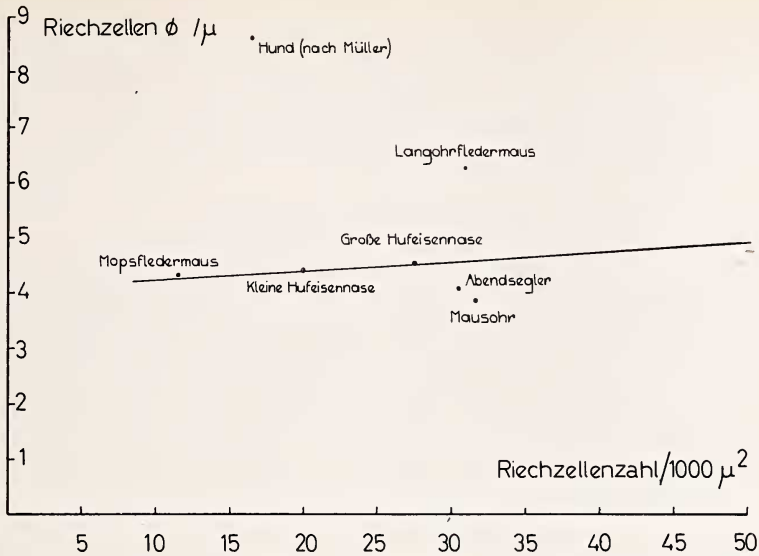


Abb. 5. Diagramm der Anzahl von Riechzellen pro Flächeneinheit und deren Größe

barbastellus) die geringste Zahl von Riechzellen (etwa 13 auf $1000 \mu^2$) aufweist. Danach folgt die Kleine Hufeisennase (*Rhinolophus hipposideros*) mit etwa $21/1000 \mu^2$, die Große Hufeisennase (*Rhin. ferrum equinum*) mit $28/1000 \mu^2$, während der Abendsegler (*Nyctalus noctula*), das Langohr (*Plecotus auritus*) und das Mausohr (*Myotis myotis*) die höchste Zahl von Riechzellen (30 bzw. $32/1000 \mu^2$) aufweisen. Der Hund, als der bekannteste Makrosomat, hat nach MÜLLER (1955) fast 9μ große Riechzellen und trotzdem nicht die geringste Zahl pro Flächeneinheit.

Auf einem weiteren Diagramm (Abb. 6) wurde die Gesamtzahl der Riechzellen und die Gesamt riechfläche aufgetragen. Die Berechnung der Riechfläche erfolgte nach MÜLLER (1965). Verbindet man die einzelnen Werte, so kommt beinahe eine Gerade zu-

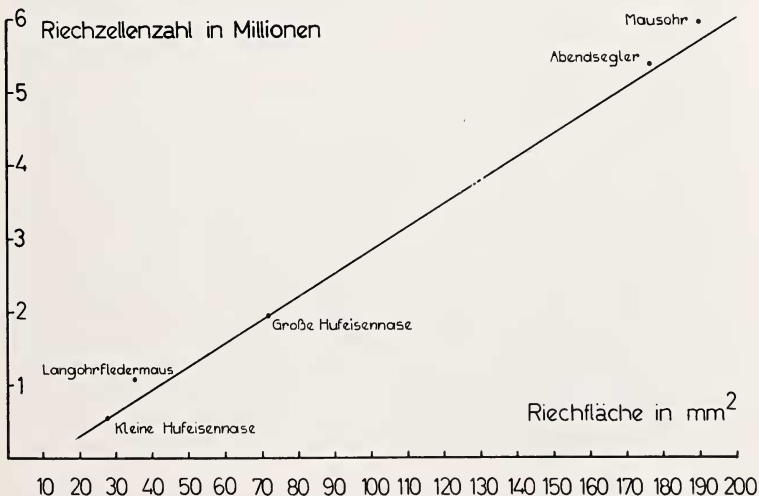


Abb. 6. Diagramm der Gesamt riechflächen und der Gesamtzahl der Riechzellen

stande, die von *Rhinolophus hipposideros* mit der geringsten Zahl von Zellen (etwa eine halbe Million) und zugleich der kleinsten Riechfläche (etwa 28 mm²) über *Plecotus auritus* mit etwa 1,1 Millionen Riechzellen und 35 mm² Riechfläche über *Rhinolophus ferrum equinum* mit etwa 2 Millionen Riechzellen und 70 mm² Riechfläche zu *Nyctalus noctula* und *Myotis myotis* aufsteigt, mit 5,4 bzw. 6 Mill. Riechzellen und einer Riechfläche von 178 bzw. 190 mm² Riechfläche.

Form der Riechzellen

Die Riechzellen sind primäre Sinneszellen mit einem zentripetalen Fortsatz zum Nervensystem und einem peripheren Fortsatz zur Oberfläche des Epithels. Ihre Gestalt ist bei diesen Objekten weitgehendst von der Lage im Epithel abhängig. Liegen die Riechzellen in der oberen Region des Epithels, so ist der periphere Fortsatz breit (Abb. 7, durch einen Riß im Schnitt wurde eine solche Zelle zufällig freigelegt), liegen sie tief, so ist der periphere Fortsatz dünn und fadenförmig. Von breit bis fadenförmig gibt es jedoch alle Übergänge. Der zentripetale Fortsatz dagegen ist in jeder Situation gleichbleibend dünn, fadenförmig und stellt unter mehr oder weniger stark geschlängeltem Verlauf die Verbindung zum Zentral-Nervensystem her. Das Plasma ist hauptsächlich um den rundlich bis länglich ovalen Kern konzentriert. Die Riechzellen mit breitem peripheren Fortsatz finden sich vorwiegend in den Bereichen mit wenig Zellen, jedoch auch da selten. In den übrigen Bereichen liegen diese Zellen meist tiefer im Epithel und ihr Fortsatz ist dünn. Er ist um so länger, je höher das Epithel ist und je tiefer die Zelle in demselben liegt. Fast überall finden sich die von MÜLLER (1955) erstmals beim Hund entdeckten Verdickungen oder Knötchen (Abb. 8) in diesen Fortsätzen, die von SEIFERT (1970) jedoch nicht erwähnt wurden. Diese sind armmäßig, lokal und individuell in unterschiedlicher Zahl, Größe und Gestalt vorhanden. NEUHAUS (1955) stellte deshalb beim Hund 16 verschiedene Typen von Riechzellen auf. Von KOLB und PISKER (1965) konnten diese Knötchen bereits bei anderen Fledermausarten nachgewiesen werden. Ihre Zahl steht offenbar im direkten Verhältnis zur

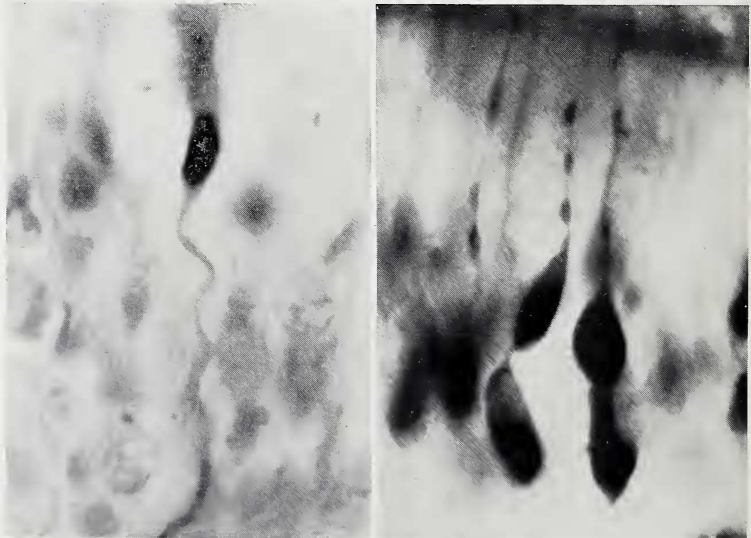


Abb. 7 (links). Einzelne Riechzelle von *Myotis myotis* mit breitem peripheren und dünnem zentralen Fortsatz. Vergr. ca. 1350 × — Abb. 8 (rechts). Riechzellen mit mehreren Knötchen im peripheren Fortsatz von *Nyctalus noctula* (Vergr. ca. 1350 ×)

Länge des Fortsatzes und schwankt zwischen 1 und 9. Ihre Größe und Gestalt variiert und ist an keine bestimmte Reihenfolge gebunden. Bereits im Lichtmikroskop erscheinen diese Knötchen nicht einheitlich, sondern weisen Strukturen auf, die jedoch erst im elektronenmikroskopischen Teil dieser Abhandlung ihre Erklärung finden. Der periphere Fortsatz steigt meist aus der Tiefe des Epithels mit leichten Windungen zur Oberfläche auf, durchbricht die Schlußleiste und endet unter Bildung eines Endköpfchens, das Zilien trägt.

Die Stützzellen liegen zwischen den Sinneszellen. Sie erstrecken sich von der Basis des Epithels bis zur Oberfläche und trennen sowohl die Sinneszellen wie auch deren Fortsätze voneinander. Ihre überwiegend rundlichen Kerne liegen jedoch nicht immer über denen der Sinneszellen, wie dies SEIFERT angibt, sondern kommen hier je nach Lage der Sinneszellen bald über, bald unter der Riechzellkernschicht (Abb. 7) oder auch in gleicher Höhe mit ihr zu liegen, insbesondere wenn die Zahl der Riechzellen gering ist. An der Oberfläche des Epithels bilden die Stützzellen einen Wimpersaum.

Die Basalzellen liegen der teilweise sichtbaren und mitunter recht wellig verlaufenden Basalmembran auf. Die etwas kleineren Zellen haben rundliche Kerne. Eine weitere Differenzierung ist im Lichtmikroskop mit Sicherheit nicht festzustellen.

Elektronenmikroskopische Befunde³

Ausgewählte Längsschnitte lassen die im Lichtmikroskop nicht klar erkennbaren Verhältnisse im oberen Bereich des Epithels eindeutig ansprechen. Viele periphere Fortsätze der Sinneszellen (Abb. 9) sind angeschnitten. Einige davon sind in der Gesamtlänge getroffen und zeigen sowohl die in Frage stehenden Knötchen wie auch den Durchtritt der Fortsätze durch die Schlußleiste, das Halsstück und die Riechköpfe mit den abgehenden Zilien.

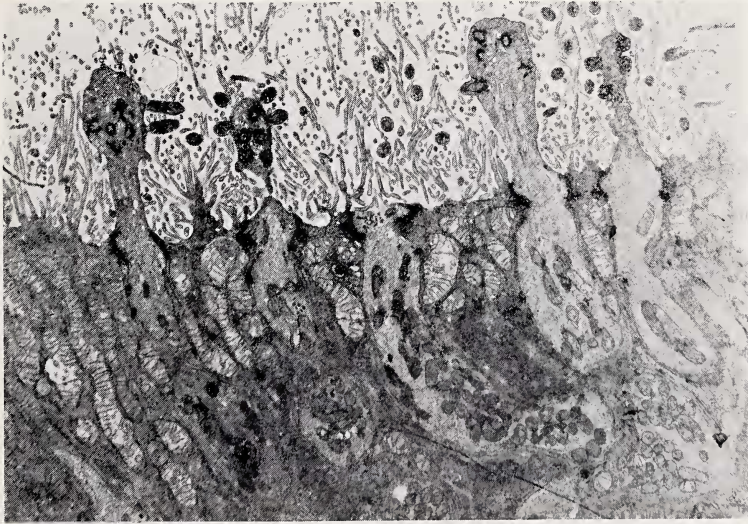


Abb. 9. Elektronenmikr. Abb. des Riechepithels von *Myotis myotis* mit mehreren Riechköpfen im Längsschnitt (Vergr. ca. 9000 \times)

³ Herrn Dr. BAUER, Pathologisches Institut der Universität Erlangen, möchte ich auch an dieser Stelle für die Herstellung der elektronenmikroskopischen Bilder und für spezielle Hinweise herzlich danken.

Der obere kernfreie Teil des Riechepithels wird z. T. von Stützzellen, z. T. von den peripheren Fortsätzen der Sinneszellen bzw. deren Verbreiterungen, den Knötchen, erfüllt. In den Stützzellen finden sich zahlreiche Mitochondrien mit unterschiedlichen Dimensionen (Abb. 9). Sie füllen den terminalen Bereich dieser Zellen größtenteils aus und stehen mehr oder weniger senkrecht zur Terminalplatte. Die Mitochondrien zeigen alle den Crista-Typ mit den von der Seite vorspringenden Doppellamellen. Die Oberfläche der Stützzellen trägt die im Lichtmikroskop als Wimpersaum bezeichneten fingerförmigen Fortsätze, die Mikrovilli. Diese entspringen entweder büschelförmig von einer Erhebung der Oberflächenmembran oder stellen verzweigte bzw. unverzweigte Fortsätze der glatten Membran dar. Sie erstrecken sich etwa $3,5 \mu$ in das Lumen der Nasenhöhle hinein und überragen die Riechköpfe erheblich.

Die peripheren Fortsätze der Sinneszellen fallen ihrer unterschiedlichen Breite wegen (Abb. 9) sofort ins Auge. Im Bereich des Epithels, an knotenfreien Stellen, beträgt ihr Durchmesser etwa $0,44 \mu$; er verjüngt sich nur wenig ($0,38 \mu$) im Bereich des Riechsaumes. Dagegen erhöht sich deren Durchmesser in den Knoten auf das etwa Dreifache. Auffällig ist auch die ringwulstartige Verbreiterung der Fortsätze beim Durchtritt durch die Schlußleiste. Der anschließende nur wenig verengte Hals ist etwa $1,3 \mu$ lang, und weist längsverlaufende Tubuli auf. In Abb. 10 ist eine sehr hoch liegende Zelle mit gelapptem Kern und der anschließende Fortsatz in der ganzen Länge mit dem Riechköpfchen zu sehen. Der periphere Fortsatz setzt mit geringer Verbreiterung am Perikaryon an, wobei sich das elektronentransparente Plasma desselben etwas in den Fortsatz hineinerstreckt. Das einzige Knötchen des Fortsatzes unmittelbar unter der Terminalplatte läßt seinen Inhalt gut erkennen. Er besteht aus zahlreichen Mitochondrien, deren Vorkommen in allen peripheren Fortsätzen fast ausschließlich auf diese Knötchen beschränkt ist. In den schmalen Bereichen der Fortsätze sind diese Mitochondrien nur sporadisch anzutreffen. Außerhalb des Epithels, im Hals und im Kopf, fehlen sie jedoch vollkommen. Neben langgestreckten Formen, die in die Richtung des Fortsatzes weisen, finden sich auch rundliche. Die Mitochondrien der Riechzellen sind jedoch nicht nur bedeutend kleiner als die der Stützzellen, sondern weisen auch eine andere Struktur auf. Während bei den Mitochondrien der Stützzellen die Cristae senkrecht zur

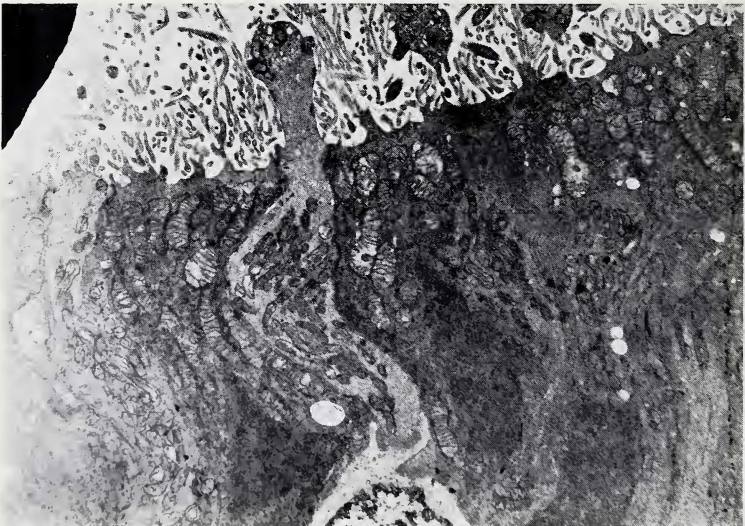


Abb. 10. Elektronenmikr. Abb. einer Riechzelle mit Knötchen im peripheren Fortsatz von *Myotis myotis* (Vergr. ca. $9000\times$)



Abb. 11. Mitochondrien mit längsverlaufenden Cristae v. *Myotis myotis* (Aus Abb. 10) (Vergr. ca. 23100 \times)

Längsachse in die Matrix vorspringen, zeigen die der Riechzellen lange, parallel gelagerte und in Richtung der Längsachse verlaufende Cristae. Doch ist die Zahl dieser Cristae die ebenfalls aus Doppellamellen bestehen, wegen der geringen Dimension der Mitochondrien nicht groß, und beträgt maximal drei (Abb. 11). Bei den rundlichen Formen kann natürlich von einem Längs- oder Querverlauf der Cristae nicht gesprochen werden.

Die Riechköpfe sind längsoval, haben einen Durchmesser von knapp $1\ \mu$ und eine Länge von etwa $1,4\ \mu$. In den Präparaten sehen wir die Riechköpfe, bedingt durch die beachtliche Länge des Halsstückes ($1,3\ \mu$), weit über das Epithel ($2,7\ \mu$) hinausragen. Zahlreiche Neurotubuli setzen sich durch den Kopf bis zu den Basalkörpern hin fort. Hauptsächlich im apikalen Bereich des Kopfes finden sich auch zahlreiche Bläschen.

An den senkrecht zur Oberfläche geführten Schnitten (Abb. 9) wird deutlich, daß die Zilien nur aus der seitlichen Wandung der Köpfe entspringen. Sie verlaufen anfangs mehr oder weniger parallel zur Epitheloberfläche, steigen jedoch mit ihren verjüngten Endstücken etwas auf. Zahlreiche Querschnitte durch deren distale Abschnitte zeigen, daß die Enden der Zilien in gleicher Höhe liegen wie die Mikrovilli bzw. über sie hinausragen. Die Zahl der Zilien ist zwar an Hand der Schnitte nicht ganz eindeutig festzustellen, dürfte jedoch 7 bis 9 betragen. Ihr Basalkörper erscheint im Querschnitt als dunkler Ring (Abb. 12) mit einem Durchmesser von etwa $0,2\ \mu$. Am Längsschnitt einer Zilie (Abb. 12) lassen sich sowohl die zentralen wie die peripheren Tubuli erkennen, woraus hervorgeht, daß ihre Struktur mit der bei anderen Säugern beschriebenen übereinstimmt.

Diskussion

Bei der Betrachtung des anatomischen Baues der Nasenhöhle der hier und vor einigen Jahren (KOLB und PISKER, 1964) untersuchten Fledermausarten ergibt sich ein markanter Unterschied zwischen dem der Gymnorhinen und dem der Phyllorhinen. Besonders auffällig ist, daß die an sich zu den Gymnorhinen zählenden Arten, *Barbastella barbastellus* und *Plecotus auritus*, in bezug auf den Bau ihrer Muscheln den Phyllorhinen näher stehen als den Gymnorhinen. Der Unterschied besteht hauptsächlich darin, daß bei den Gymnorhinen die Nasenmuscheln zart und mehrfach gewunden, bei den Phyl-

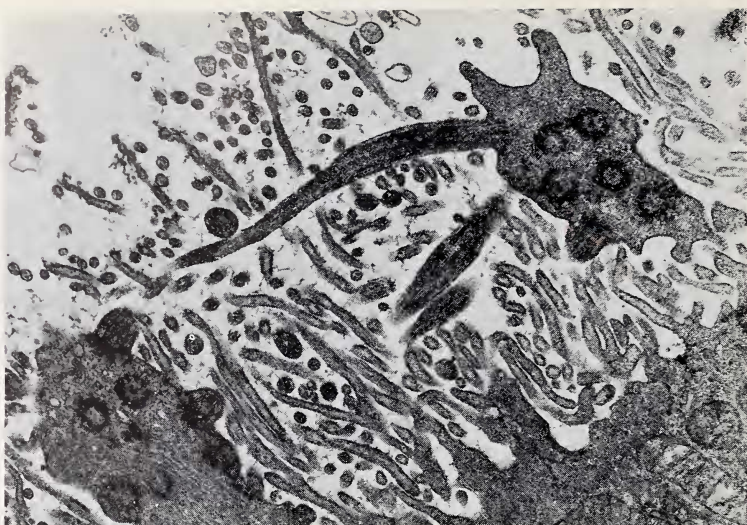


Abb. 12. Elektronenmikr. Abb. Längsschnitt durch Riechkopf mit Zilie von *Myotis myotis* (Vergr. ca. 22 500 \times)

lorhinen dagegen kurz und plump sind. Dies fiel schon GROSSER (1902) bei einigen Vertretern beider Gruppen auf, wofür er jedoch seinerzeit keine Erklärung geben konnte. Heute wissen wir, daß die Phyllorhinen ihre Ultraschalllaute durch die Nase ausstoßen, die Gymnorhinen dagegen durch das Maul. Die beiden genannten Arten, *Barbastella barbastellus* und *Plecotus auritus*, vermögen dagegen die Ultraschalllaute entweder durch die Nase oder durch das Maul (KOLB, 1965) auszustoßen. Da der Bau ihrer Nasenhöhle bzw. Nasenmuscheln mit dem der Phyllorhinen weitgehendst übereinstimmt, zeigt dies, daß für die Aussendung der Ultraschalllaute eine etwas freie Nasenhöhle notwendig ist und somit eine Korrelation zwischen dem Bau der Nasenhöhle und der Art und Weise der Aussendung der Ultraschalllaute, also der Funktion, besteht.

Ähnliche Beziehungen treffen wir bei der Verteilung der Riechzellen im Epithel an. Sowohl bei den Gymnorhinen wie bei den Phyllorhinen haben wir die größten Ansammlungen der Riechzellen an den Stellen des Epithels, die von der durchströmenden Luft am stärksten bespült werden. Da der Riechvorgang durch eine intensive Kontaktaufnahme zwischen den in der durchströmenden Luft enthaltenen Duftstoffen und den Riechzellen offensichtlich begünstigt wird, haben wir hier ein weiteres Beispiel der Korrelation zwischen Bau und Funktion.

Vergleicht man bei mehreren Arten (Abb. 5) die Größe der Riechzellen mit deren Zahl pro Flächeneinheit, so fällt auf, daß mit der Zunahme der Zahl diese Zellen nicht kleiner werden. So hat z. B. *Plecotus auritus* sowohl die größten Riechzellen als auch gemeinsam mit zwei anderen Arten die größte Zahl dieser Zellen pro Flächeneinheit.

Bei der Betrachtung der Gesamtzahl der Riechzellen und der Gesamttriechfläche ergibt sich dagegen ein proportionales Verhältnis. Je größer die Gesamttriechfläche, desto größer ist auch die Gesamtzahl der Riechzellen.

Zieht man jedoch die Riechleistung zum Vergleich mit heran, wobei vorausgeschickt werden muß, daß *Plecotus auritus* die höchsten Riechleistungen unter den Versuchstieren (KOLB, 1961 und weitere Untersuchungen) aufweist, so zeigt sich, daß die Riechleistung nicht von der Gesamtgröße der Riechfläche und nicht von der Gesamtzahl der Riechzellen abhängt, sondern von der Zahl der Riechzellen pro Flächeneinheit. Dar-

über hinaus spielt auch die Größe der Riechzellen eine erhebliche Rolle. Obwohl *Plecotus auritus* mit *Myotis myotis* in der Zahl der Riechzellen pro Flächeneinheit übereinstimmt, liegen die Riechleistungen der ersteren dennoch höher, was nur auf die erheblich größeren Riechzellen zurückzuführen sein dürfte. Die Verhältnisse beim Hund (Abb. 5) bestätigen diesen Befund, da er $1\frac{1}{2}$ - bis 2mal so große Riechzellen besitzt wie die untersuchten Fledermausarten, verhältnismäßig wenig Riechzellen pro Flächeneinheit aufweist und trotzdem eine sowohl allgemein bekannte wie auch genau untersuchte (NEUHAUS, 1953), ausgezeichnete Riechleistung besitzt. Somit kann die allgemeine Feststellung getroffen werden: „Für die Riechleistung ist nicht die Gesamtzahl der Riechzellen und nicht die Größe der Gesamtriechfläche ausschlaggebend, sondern die Größe der einzelnen Riechzellen und deren Zahl pro Flächeneinheit.“ Diese Feststellung dürfte wahrscheinlich über die Mikrochiropteren hinaus wenigstens für die Säuger Gültigkeit haben.

Von besonderem Interesse sind die Mitochondrien in den Knötchen der peripheren Fortsätze der Riechzellen. Ihre Verteilung dürfte ein Hinweis darauf sein, daß sie bei der Reizleitung eine wichtige Rolle spielen. Unter dieser Voraussetzung erlauben die verschiedenen langen Fortsätze mit der entsprechenden Zahl von Knötchen eine große Konzentration von Riechzellen, mitunter in mehreren Schichten, ohne daß hierbei die Leistung tiefer liegender Zellen beeinträchtigt wird. Die Mitochondrien in den Knötchen sind bedeutend kleiner als die der übrigen Zellen des Epithels und weisen im Gegensatz zu diesen Cristae auf, die in Längsrichtung verlaufen. Von SAITO und OGAWA (1968) wurden Mitochondrien mit längstverlaufenden Cristae aus Leberzellen einer gesunden Maus beschrieben. Auch in diversen Schnitten durch das Riechepithel der Katze (ANDRES, 1969) und in nicht näherbezeichneten Schnitten durch Riechepithelien anderer Säuger (SEIFERT, 1970) finden sich in den Riechzellen bzw. deren Fortsätzen ebenfalls Mitochondrien mit längsverlaufenden Cristae (diese wurden jedoch in den betreffenden Abhandlungen nicht berücksichtigt). DAVID (1970) dagegen führt in einer Tabelle eine große Zahl von Untersuchungen an, wo längsverlaufende Cristae fast ausschließlich an geschädigten Zellen auftreten. Trotzdem ist es sehr fraglich, ob bei der Schädigung einer Zelle auch die Mitochondrien direkt in Mitleidenschaft gezogen werden, oder ob nicht vielmehr die längsverlaufenden Cristae der Ausdruck höchster Aktivität der Zelle sind, um diese Schädigung zu überwinden. Nach KÖNITZ (1965) ist die Anordnung der Cristae in den Mitochondrien von *Euglena gracilis* sehr variabel. Bei hoher Leistung der Mitochondrien (Dunkelperiode) verlaufen die Cristae längs, bei geringer (Lichtperiode) dagegen sind sie ungeordnet oder springen von der Seite vor. Die Berücksichtigung dieses Befundes auf unseren Fall würde heißen, die Mitochondrien der Riechzellen weisen ihrer hohen Aktivität wegen einen dauernden Längsverlauf ihrer Cristae auf. Denn eine Schädigung kommt wohl kaum in Frage, da das Präparat von einem gesunden Tier hergestellt wurde, das hierbei nicht betäubt, sondern im lethargen Zustand dekapitiert und sofort fixiert wurde, so daß sich auch eine Einwirkung des Betäubungsmittels ausschließen läßt.

Bemerkenswert ist das Fehlen von Mitochondrien in den Bereichen außerhalb des Epithels, im Hals der Fortsätze und in den Riechköpfen, während sie bei anderen Säugetieren auch dort zu finden sind. Vielleicht sind für das Fehlen die geringen Dimensionen der Fortsätze verantwortlich.

Überraschend ist auch das weite Hinausragen der Riechköpfe über das Epithel. Bei mehreren untersuchten Säugern (ENDRES, 1969 und SEIFERT, 1970) finden wir die Riechköpfe nur wenig über das Epithel hinausragen, vielmehr ist ihr proximaler Teil mitunter bis zur Hälfte in dieses eingebettet und von einem zirkulären „Nexus“ umgeben. Unsere Präparate dagegen zeigen die Riechköpfe, bedingt durch den langen Hals, erheblich über das Epithel hinausragen. Zugleich aber ist der Hals durch eine ringwulstartige Verbreiterung fest mit der Terminalplatte des Epithels verbunden.

Von einem Deckhäutchen, das an Präparaten von SEIFERT auftritt, ist in unseren recht gut gelungenen Präparaten allerdings nichts zu sehen. Es ist anzunehmen, daß es sich dort wohl um ein Artefakt handelt, das durch Schrumpfung des Sekretes im Riechsaum entstanden ist, da in unseren Präparaten, in denen das Sekret ausgewaschen ist, dieses Häutchen fehlt.

Zusammenfassung

Von einigen Fledermausarten, *Rhinolophus ferrum equinum*, *Rhinolophus hipposideros*, *Barbastella barbastellus* und *Pipistrellus pipistrellus*, wurde die Anatomie der Nasenmuscheln, sowie die Struktur des Riechepithels im Lichtmikroskop und von *Myotis myotis* auch im Elektronenmikroskop untersucht.

Bei den Rhinolophiden sind die Nasenmuscheln schwach entwickelt und lassen einen entsprechenden Raum in der Nasenhöhle frei, bei den Gymnorhinen dagegen wird die Nasenhöhle von gut entwickelten Muscheln weitgehendst ausgefüllt. Da die Rhinolophiden ihre Ultraschalllaute durch die Nase, die Gymnorhinen aber durch den Mund ausstoßen, zeigt sich hierin eine Korrelation zwischen dem Bau und der Funktion der Nase. Denselben Bau der Nasenmuscheln wie die Rhinolophiden weisen auch die zu den Gymnorhinen zählenden beiden Arten, *Barbastella barbastellus* und *Plecotus auritus* auf. Doch sie vermögen ihre Ultraschalllaute wahlweise durch den Mund oder die Nase auszustößen.

Die BOWMANschen Drüsen sind sehr stark entwickelt. Die Ausführgänge haben mitunter nur einen Abstand von 10 μ .

Die Riechzellen sind in der Regio olfactoria ungleichmäßig verteilt. Starke Ansammlungen finden sich besonders an den Stellen des Epithels, die von der durchströmenden Luft stärker bespült werden.

Für die Riechleistung ist nicht die Gesamtzahl der Riechzellen und nicht die Größe der Gesamtriechfläche ausschlaggebend, sondern die Größe der einzelnen Riechzellen und deren Zahl pro Flächeneinheit. Dies gilt wahrscheinlich für alle Säuger.

Die peripheren Fortsätze der Riechzellen haben unterschiedliche Dicke, was von der Lage der Zellen im Epithel abhängig ist. Die tiefer liegenden Zellen weisen dünne Fortsätze mit einer unterschiedlichen Zahl von Knötchen auf, die von Mitochondrien erfüllt sind.

Diese Mitochondrien sind nur innerhalb des Epithels und dort fast ausschließlich in den Knötchen der Fortsätze zu finden. In dem über das Epithel hinausragenden Abschnitt des Fortsatzes, im Hals und Riechkopf, fehlen sie völlig. Sie sind bedeutend kleiner als die Mitochondrien der Stützzellen und weisen längsverlaufende Cristae auf. Der Längsverlauf der Cristae dürfte ein Zeichen für die hohe Aktivität der Riechzellen sein.

Die Riechköpfe ragen ihres langen Halses wegen erheblich über das Epithel hinaus. Die Zahl der seitlich aus ihnen entspringenden Zilien beträgt 7 bis 9, ihre Struktur stimmt mit der bei anderen Säugern überein.

Summary

Examinations by light- and electron-microscope of the cavum nasi and olfactory epithelium of some kinds of bats

The anatomy of the turbinalia as well as the structure of the olfactory epithelium of some species of bats—*Rhinolophus ferrum equinum*, *Rhinolophus hipposideros*, *Barbastella barbastellus* and *Pipistrellus pipistrellus*—was studied under the light microscope. *Myotis myotis* was also explored by means of the electronic microscope.

The turbinalia of the Rhinolophidae are but slightly developed and cause a proportionately empty space in the nose-cave, whereas the turbinalia of the Gymnorhinae are greatly developed, thus almost filling up the nose-cave. The Rhinolophidae give off their ultrasonics through the nose, while the Gymnorhinae do so through the mouth. That is why a correlation is shown between the anatomy and the function of the nose. The same anatomy of the turbinalia as the Rhinolophidae is typical of the two species *Barbastella barbastellus* and *Plecotus auritus*, which number among the Gymnorhinae. But they are able to give off their ultrasonics alternatively through the nose as well as through the mouth.

The BOWMAN-glands are greatly formed. Sometimes the secretory ducts have a distance of no more than 10 μ .

The olfactory cells are unequally spread in the regio olfactoria. Great accumulations are to be found especially at those points of the epithelium, which the flowing air touches more intensively. It is not the total number of the olfactory cells nor the dimension of the total olfactory-area that is decisive for the olfactory efficiency, but rather the dimension of the single olfactory-cells and their number on each area-unit. This seems to be applicable to all mammals.

The dendrites of the olfactory-cells have a variable bigness, which depends on the situation of the cells in the epithelium. The lower lying cells show thin dendrites with a variable number of little knots, which are occupied with mitochondria.

Those mitochondria are to be found only within the epithelium, and there almost exclusively in the little knots of the dendrites. In the section of the dendrites projecting beyond the epithelium, in the neck and the olfactory head, they are completely missing. They are considerably smaller than the mitochondria of the supporting cells and show longitudinal cristae. The longitudinal course of the cristae may be a sign for the high activity of the olfactory cells.

The olfactory heads surpass the epithelium considerably because of their long necks. The number of the cilia projecting from the side runs up to 7—9, their structure being congruent with that of other mammals.

Literatur

- ANDRES, H. K. (1969): Der olfaktorische Saum der Katze. Z. f. Zellforschung 96, 250—274
 DAVID, H. (1970): Zellschädigung und Dysfunktion. Protoplasmalogia Bd. X, Springer-Verlag.
 GROSSER, Ö. (1902): Zur Anatomie der Nasenhöhle und des Rachens der einheimischen Chiropteren. Morph. Hjb. Gegenbaur 29, 1—77.
 KÖNITZ (1965): Elektronenmikroskopische Untersuchungen an *Euglena gracilis* im tagesperiodischen Licht-Dunkel-Wechsel *Planta* (Berl.) 66, 345—373.
 KOLB, A. (1961): Sinnesleistungen einheimischer Fledermäuse bei der Nahrungssuche und Nahrungsauswahl auf dem Boden und in der Luft. Z. f. vergl. Physiol. 44, 550—564.
 — (1965): Über die Orientierung einheimischer Fledermäuse während des Fressens. Z. f. vergl. Physiol. 49, 412—419.
 KOLB, A., und PISKER, W. (1964): Über das Riechepithel einiger einheimischer Fledermäuse. Z. Zellforschung 63, 673—681.
 MÜLLER, A. (1955): Quantitative Untersuchungen am Riechepithel des Hundes. Z. Zellforschung 41, 335—350.
 NEUHAUS, W. (1955): Die Form der Riechzellen des Hundes. *Naturwissenschaften* 42, 374—375.
 — (1956): Die Riechschwelle von Duftgemischen beim Hund und ihr Verhältnis zu den Schwellen unvermischter Duftstoffe. Z. vergl. Physiologie 38, 238—258.
 SAITO, T., and OGAWA (1968): Aberrant mitochondria with longitudinal cristae observed in the normal rat hepatic parenchymal cell. *Fol. anat. jap.* 44, 357—363.
 SEIFERT, K. (1970): Die Ultrastruktur des Riechepithels beim Makrosomatiker. Normale und Pathologische Anatomie H. 21 (1970), Georg Thieme Verlag, Stuttgart.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. ANTON KOLB, Biologisches Institut, 86 Bamberg, Jesuitenstraße 2

Zwei bemerkenswerte Beobachtungen am Schabrackenschakal (*Canis mesomelas*) in SW-Afrika

VON GOTTFRIED VAUK

Aus der Inselstation Helgoland des Instituts für Vogelforschung, „Vogelwarte Helgoland“, Hauptsitz: Wilhelmshaven

Eingang des Ms. 18. 1. 1971

Während eines längeren Arbeitsaufenthaltes mit ornithologischen Aufgaben in SW-Afrika im Juli/August 1967 (siehe hierzu VAUK 1969) hatte ich auch Gelegenheit, einige Beobachtungen an Säugern in diesem Lande zu machen. Über den Schabrackenschakal sei hier berichtet.

Am 4. 8. 1967 fand ich in einem Tal im Massiv des Waterberges (Farm Hohensee) einen toten Schakal. Es handelte sich um ein junges ♂. Die Canini befanden sich gerade